

Original-Abhandlungen.

Die Herren Verfasser sind für den Inhalt ihrer Veröffentlichungen selbst verantwortlich, sie wollen alles Persönliche vermeiden.

Zur Morphologie der Tendipedidenlarven.

Dr. Jan Zavřel, Königgrätz, Böhmen.

(Fortsetzung aus Heft 11/12, 1915.)

(Mit 6 Abbildungen.)

In dieser Ruhelage, die sich von der Todesstarre nur durch die fortgesetzte Pulsation des Herzens unterscheidet, verharren die Larven noch eine Zeitlang nach der Häutung. Eine ähnliche periodische Ruhezeit wurde von Bates und Holmgren auch bei jungen Termiten beobachtet, und Heymons (1) knüpft daran interessante Erwägungen über die Bedeutung der Ruhezustände bei der Insektenmetamorphose.

„Frontalorgan“. Holmgren (8.) hat unter diesem Namen ein bisher unbekanntes Sinnesorgan am Kopfe einer nicht näher bestimmten *Chironomus*(= *Tendipes*)-Larve beschrieben. Es liegt hinter den Nebenaugen und „erscheint als eine abgerundete Scheibe, in welcher wir eine Zahl vom Mittelpunkte ausstrahlender, dunkler Bänder sehen. Außerdem sieht man in der Mitte der Scheibe einen runden, scharf begrenzten, ziemlich unansehnlichen Körper (oder Borste?).“ Holmgren hält dieses Organ für ein reduziertes Punktauge und meint, es sei den Stirnfortsätzen der Puppe homolog. (Miall hält bekannterweise diese Stirnfortsätze für Reste der Stirnaugen.) Meine eigenen Untersuchungen des genannten Organes haben zu folgenden Resultaten geführt: 1. Es sind bei jeder Tendipediden-Larve 2 Paare solcher Organe vorhanden. 2. Bei *Tendipes*-Larven, wo die Nebenaugen weit von einander entfernt sind, liegt hinter jedem Auge eine solche „Scheibe mit dunklen Bändern“ (Abb. 3); dort, wo die Nebenaugen zusammenfließen, liegen auch die „Frontalorgane“ nahe bei einander oder verschmelzen sogar zu einer einzigen Scheibe, sodaß dann nur die zwei Rosetten dunkler Bänder die ursprüngliche Duplizität andeuten. (Zavřel 28., Fig. 3, 4.) 3. Die „dunklen Bänder“ sind bei verschiedener Tubuseinstellung entweder dunkel oder hell; sie sind also stark lichtbrechend. Bei einigen Arten zeigen sie eine auffallende Aehnlichkeit mit den „Binnenkörpern“, die man in den photorecipierenden Zellen bei verschiedenen niederen Tieren (z. B. Lumbriciden) gefunden hat. (Hesse.) 4. Wie ich schon oben gesagt habe, sind diese Organe durch einen Zweig des Nervus opticus innerviert. (Abb. 3.) 5. Bei jeder Häutung rücken auch die „Frontalorgane“ mit den Nebenaugen nach hinten, und bei jungen Puppen liegen sie unter der ventralen Hälfte der Facettenaugen zwischen diesen und den Nebenaugen.

Der Name „Frontalorgan“ scheint mir nicht glücklich gewählt zu sein, denn die Homologie dieser Organe mit den Frontalorganen der Crustaceen ist nicht erwiesen worden. Auch den Stirnfortsätzen der Puppe und den Stirnaugen anderer Insekten sind diese Organe gewiß nicht homolog. Es gibt nur ein einziges Organ bei den Insekten, mit dem man diese Organe vergleichen kann, nämlich das dritte Auge der *Corethra* (*Sayomyia*)-Larve (Leydig, Weissmann, Rádl). Ein ähnliches Organ habe ich bei der verwandten *Mochlonyx*-Larve entdeckt (Zavřel 28, Fig. 7), wo ich es auch bei der Puppe wiedergefunden habe. Die Homologie dieser Organe mit den „Frontalorganen“ der

Tendipedidenlarven wird durch ihre Lage und ihre Innervation bewiesen. Weissmann sagt, daß dieses rätselhafte Organ sich bei der *Corethra*-Larve erst nach der vierten Häutung als eine Rosette von Zellen entwickelt; auch bei sehr jungen Tendipedidenlarven vermochte ich dieses Organ trotz der größeren Durchsichtigkeit der Objekte nicht zu entdecken; dagegen ist es wohl bei etwa mittelgroßen Larven zu finden.

Schon in meiner ersten Abhandlung über die „Frontalorgane“ (28) habe ich hervorgehoben, daß die Form der Scheibe und der lichtbrechenden Rosetten für diagnostische Zwecke sehr gut verwendbar ist. So kann man z. B. eine Tendipedidenlarve an der typischen Form ihrer „Frontalorgane“ (Abb. 3) unfehlbar erkennen, während die von früheren Autoren aufgeführten Merkmale entweder nicht auf alle Tendipesarten passen (die 4 Ventralschienen am 11. Körpersegmente) oder auch bei anderen Tendipediden-Gruppen vorkommen („Antenne fernrohrartig ausgezogen, direkt der Kopfkapsel aufsitzend, ohne typische Lauterbornsche Organe, 2 Augenpaare ziemlich oral über der Mandibelbasis“ [Gripekoven]). Sehr konstant ist die Form der „Frontalorgane“ auch bei den Tanypidenlarven (eine lateral hinter den Augen liegende, längliche Scheibe mit zwei kleinen Rosetten). Variabel ist dieses Organ bei der *Tanytarsus*- und *Orthocladius*-Gruppe. Soweit ich nach eigenen Untersuchungen urteilen kann, sind bei den *Orthocladius*-Larven diese Organe jederseits verschmolzen, bei *Cricotopus* und *Metriocnemus* liegen sie nahe bei einander als zwei kleine, runde Scheiben mit kurzarmigen Rosetten. Bei *Ceratopogon*-Gruppe sind die „Frontalorgane“ winzig und wegen der starken Chitinisierung des Kopfes kaum sichtbar.

Während bei den meisten holometabolen Insekten die Facettenaugen erst in der Puppe zur Ausbildung gelangen, erscheinen pigmentierte Anlagen dieser Augen bei manchen Dipteren schon im Larvenkopfe. Bei Tendipedidenlarven werden die Facettenaugen frühzeitig angelegt, doch findet man die ersten Pigmentkörnchen in den Ommatidien erst im letzten Larvenstadium (nach der letzten Häutung). Man entdeckt zuerst eine Reihe gesonderter, rot pigmentierter Ommatidien, es entstehen dann fortwährend neue, und sie können zuletzt zu einer schwarzen Masse zusammenfließen, an der man die Zusammensetzung aus Ommatidien nicht mehr erkennen kann. Nach der Lage der Facettenaugen im Larvenkörper, kann man ganz gut die vier Hauptgruppen der Tendipedidenlarven unterscheiden.

1. Die Facettenaugen entstehen dicht oberhalb der Nebenaugen (*Orthocladius*-Gruppe; *Corynoneura*; Zavřel 29., Fig. 10).

2. Die Facettenaugen entstehen in den analen Ecken des Kopfes (*Tanyptidae*, Zavřel 29. Fig. 11.).

3. Die Facettenaugen erscheinen im Prothorax (*Tendipes* und *Tanytarsus*-Gruppe).

4. Bei den *Ceratopogoniden* werden die Facettenaugen während des Larvenlebens überhaupt nicht pigmentiert. Auch junge Puppen haben noch unpigmentierte Augen.

Nach den Untersuchungen Mialls an *Chironomus* (= *Tendipes*) ist die weit nach hinten verschobene Lage der Facettenaugen durch komplizierte Faltenbildung der larvalen Kopfepidermis verursacht. Ähnliche, aber weit einfachere Faltenbildung kann man bei Tanypiden beobachten. Am einfachsten sind diese Verhältnisse bei der *Orthocladius*-Gruppe. Nachdem die konkaven Augenfaltten bei der jungen Puppe ihre normale

konvexe Gestalt annehmen, kann man wieder einzelne, rote Ommatidien unterscheiden, erst durch nachträgliche Pigmentvermehrung werden die Augen der Puppe allmählich schwarz.

Pigmentierte Anlagen der Facettenaugen im letzten Larvenstadium wurden auch bei einigen Hymenopteren beobachtet (Bugnion, Zavřel). Auch hier liegen sie im Prothorax. Bugnion folgert daraus, daß bei dieser Insektengruppe sich ein Teil des Prothorax an der Bildung des imaginalen Kopfes beteiligt. (Nach einem Referate in Packard's Textbook of Entomology 1903). Bei Tendipedidenlarven, wo uns die lückenlose Reihe *Ortocladius-Tanytus-Tendipes* ganz klar zeigt, daß die Augen zwar immer aus der larvalen Kopfepidermis entstehen, aber durch komplizierte Faltungen aus dieser ursprünglichen Stelle bis in den Prothorax verdrängt werden können, sind wir zu solcher befremdenden Annahme nicht gezwungen. Es ist nicht unmöglich, daß auch bei den Hymenopteren die Sache ähnlich erklärt werden kann.

Die merkwürdige Tatsache, daß in der lateralen Gegend des Tendipedidenkopfes mehrere Augenanlagen entstehen, halte ich bisher für eine der besten Stützen der Rádl'schen Hypothese von mehrfachen Anlagen des lateralen Arthropodenauges. Freilich muß ich jetzt, besonders nach den Befunden Dietrichs (3) meine früheren Ansichten etwas modifizieren. Während ich in den larvalen Nebenaugen eine von den Anlagen des Imagoauges gesehen habe, hat Dietrich gezeigt, daß diese Nebenaugen mit der Duplizität des fertigen Imagoauges in keinem Zusammenhang stehen, und daß sie auch dort als gesonderte Augen persistieren, wo das Facettenauge deutlich zweiteilig erscheint (*Simulium* u. a.). Dasselbe erhellt aus meinen Befunden an jungen Puppen, wo die Nebenaugen und „Frontalorgane“ neben dem völlig ausgebildeten Facettenauge zu sehen sind. Nun habe ich gezeigt, daß bei Tendipedidenlarven zwei Paare Nebenaugen und zwei Paare Frontalorgane neben den Facettenaugen ausgebildet sind. Ähnliche Verhältnisse findet man auch bei einigen Culicidenlarven (*Corethra*, *Mochlonyx*). Dietrich hat gefunden, daß jedes Dipterenauge (—Tendipediden hat er leider nicht untersucht —) sich aus „zwei spiegelbildlich gleichen Hälften zusammensetzt“ (also eine latente Duplizität der Facettenaugen). Könnte man dies auch für Tendipedidenaugen beweisen — und es sind Zeichen einer solchen Duplizität vorhanden (Zavřel 29., Fig. 10. u. 11.) —, dann könnte man jederseits am Tendipedidenkopfe 3 optische Abschnitte unterscheiden, von denen jeder zwei Augenanlagen trägt, nämlich: 1. die 2 Nebenaugen, 2. die 2 Frontalorgane, 3. das doppelte Facettenauge. Diese Auffassung wird noch durch die Angaben Patten's und Wheelers verstärkt, die bei verschiedenen Insektenembryonen die erste Anlage der Augenplatte aus 3 gesonderten Abschnitten zusammengesetzt gefunden haben; nach Patten's Angabe trägt jeder von diesen drei Abschnitten je 2 einfache Augen (Ocelli). Ich verhehle mir nicht, daß die hier aufgeführten Gründe zum objektiven Beweise meiner Auffassung und zur Generalisierung derselben nicht genügen. Es bleibt noch unsicher, aus welchem Segmente der Augenplatte die Facettenaugen entstehen; es wäre auch möglich, daß bei verschiedenen Insektengruppen verschiedene Abschnitte der Augenplatte zur Ausbildung gelangen, während andere vielleicht auch ganz verkümmern können. Jedenfalls zeigen sich die Tendipedidenlarven als eines der günstigsten Objekte zur Lösung der Frage über das Verhältnis der Larvenaugen zu den Facettenaugen der Imagines.

Eine überraschende Mannigfaltigkeit zeigen die verschiedenen Borsten, Stäbchen und Papillen, die man an den Mundwerkzeugen der Tendipedidenlarven vorfindet. Manche von ihnen bieten gute diagnostische, spezifische oder generische Merkmale. Eine genaue, vergleichende Beschreibung dieser interessanten Organe wäre wünschenswert. Es wird aber noch lange dauern, bis wir die physiologische und biologische Bedeutung aller dieser Borsten erfassen. Manche von ihnen sind gewiß Sinnersorgane der seltensten Form; andere wieder — wie z. B. die kammförmigen und fingerförmigen Borsten am Labrum und Epipharynx der *Tendipes*-, *Tanytarsus*- und *Orthocladus*-Larven — werden wohl beim Spinnen der Larvengehäuse eine ähnliche Funktion haben, wie die kammförmigen Krallen an den Füßen der Araneiden. Einige solche Gebilde gewinnen dadurch an Bedeutung, da sie sich bei allen Gruppen der Tendipedidenlarven konstant wiederholen. So findet man an der Innenseite der Mandibel gerade unter dem proximalen Zahn eine blasse, vorwärts gerichtete Borste (l. c. 18., Fig. 11, 99). Ich habe sie auch bei Tanypiden- und Ceratopogoniden-Larven gesehen, wo sie bisher nicht beschrieben worden ist; die ist auch bei *Cricotopus brevipalpis* vorhanden, obzwar Gripekoven behauptet, daß sie dort fehlt (Abb. 1.). Diese Borste hat eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit mit dem Gebilde, welches Packard an den Mandibeln der *Campodea* und *Passalus cornutus* als „Lacinia“ oder „Prostheca“ bezeichnet (l. c. 16., Fig. 48, 49). Ob wirklich beide Gebilde homolog sind, müßen freilich erst künftige, eingehendere Untersuchungen zeigen.

Zu den seltsamsten Sinnesorganen gehören die sogenannten „dorsalen Borstenträger“ (Abb. 4.). Am dorsal-analen Rande des 9. Abdominalsegmentes stehen zwei Büschel langer, steifer Borsten, die

bei der Mehrzahl der Larven von einem kleineren oder größeren Sockel getragen werden. Am größten sind die Borstenträger bei Tanypidenlarven. Nach einigen Autoren sind nur die Borsten, nicht aber die Borstenträger selbst bei *Diamesa*-Larven vorhanden. Bei Ceratopogoniden-Larven findet man am Ende des 9. Segmentes nur vereinzelte Borsten. Ob einige von ihnen dem obgenannten Organ entsprechen, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, obzwar es als sehr wahrscheinlich erscheint.

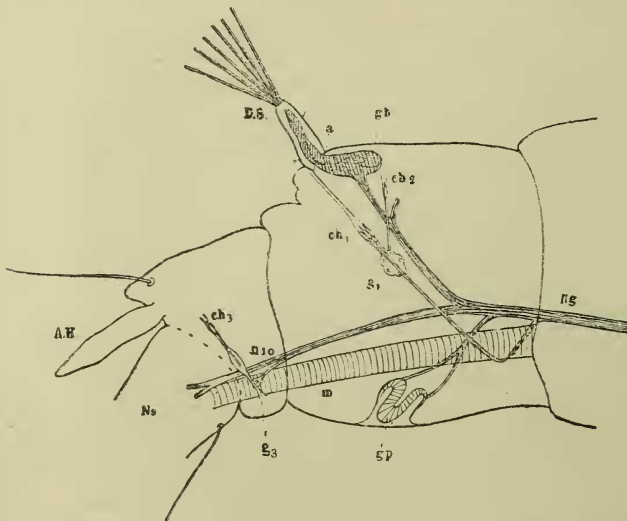


Abb. 4.

Körperende einer „*Micropelopia*“-Larve A.K. = Analkiemen, D.B. = „Borstenträger“, g.b. = das zugehörige Ganglion, ch₁, ch₂, ch₃ = Chordotonalorgane, g₁, g₂, g₃ = die zugehörigen Ganglien, gp = Anlage der Genitalanhänge, m = Muskel, n. 9., n. 10. = Nervenstränge des 9. und 10. Abdominalsegmentes, Ns = Nachschieber.

(Reichert, Obj. 4, Oc. 4.)

Die physiologische Bedeutung dieser Organe ist bisher unbekannt. Miall (15.) hält sie für Sinnesorgane („with each bunch a small ganglion is associated, so that they are apparently sensory in function“), und glaubt, sie seien homonom mit den lateralen Borstenbüscheln der *Cricotopus*-Larven. Gripekoven (6.) meint, daß bei minierenden Larven die gespreizten Borstenpinsel möglicherweise als Reusse zum Aufhalten kleiner Organismen dienen. (Die Larven erzeugen bekanntlich durch schwingende Bewegungen in ihrem Gehäuse einen Zirkulationsstrom der zur Erneuerung des zur Atmung nötigen Wassers dient und vier leicht auch die zur Nahrung nötigen kleineren Organismen der Larve zuführt.)

Man kann bei verschiedenen Larven (aus *Tendipes*-, *Tanytarsus*-, *Orthocladius*- und *Tanypus*-Gruppe) wirklich an der Basis eines jeden Borsträgers eine ganglionartige Zellengruppe entdeckten. Besonders deutlich sieht man solche Ganglien an sehr jungen oder frisch gehäuteten Larven und da kann man auch beobachten, daß sie seitlich mit einem Nerv in Verbindung stehen (Abb. 4.). Man darf also wohl die dorsalen Borsträger für Sinnesorgane erklären.

Es ist aber merkwürdig, daß sich an die hintere Basis eines jeden Borsträgers noch ein anderes Sinnesorgan anknüpft, nämlich ein polyscolopisches Chordotonalorgan. Diese seltsamen, bei den Insekten weitverbreiteten Sinnesorgane wurden bekanntlich lange für Gehörgänge gehalten. Leydig, Weissmann, Grobben und Graber haben gefunden, daß solche Organe bei einigen Dipterenlarven metamerisch geordnet sind (*Corethra*, *Culex*, *Chironomus*, *Tanypus*, *Syrphus*, *Tabanus*, *Ptychoptera*); in einigen (besonders thoracalen) Segmenten sind sie auch in Mehrzahl vorhanden. Solche metamerische Anordnung der Chordotonalorgane ist nach meinen Untersuchungen bei allen Tendipedidenlarven vorhanden und zwar ähnlich wie es Weissmann für *Chorethra*-Larve angibt. Betrachtet man eine Larve von der Ventralseite, so findet man in jedem Abdominalsegmente zwei schräg gespannte Sehnen, die an der Analgrenze des vorhergehenden Segmentes beginnend, nach hinten divergieren und jederseits etwa hinter der Mitte des Segmentes an der lateralen Hypodermis endigen. (Vergl. Rádl 19., Fig. 2). Aus dem Ganglion entspringen jederseits 3 Nervenäste; der erste von ihnen setzt sich mit einer ganglionartigen Anschwellung an die genannte Sehne an. Die Sehne ist hinter diesem Ganglion etwas angeschwollen und darin erblickt man spindelförmige, stark lichtbrechende Körperchen, welche distalwärts ein noch stärker lichtbrechendes Stäbchen tragen („Scolopophor“). Weissmann konnte im 8. und 9. Abdominalsegmente der *Corethra*-Larve diese Organe nicht auffinden, doch sind sie hier und auch in den entsprechenden Segmenten der Tendipedidenlarven vorhanden, nur liegen sie hier mehr lateral, sodaß man sie von der Ventralseite nicht erblicken kann. Ich bemerke noch, daß Chordotonalorgane auch im Kopfe (Zavřel 28. Fig. 5.) und in der gemeinsamen Basis der Nachschieber (Abb. 4., ch_3) vorkommen.

(Schluß folgt.)